

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГРУППЫ СЦЕПЛЕНИЯ, ОТВЕТСТВЕННОЙ ЗА ЛИНЕЙНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В УРОВНЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ У ДРОЗОФИЛЫ

Е. М. Лучникова, Г. В. Борисов

Генетический анализ линейных различий в уровне двигательной активности может служить модельным экспериментом для генетики поведения. Двигательная активность поддается объективному учету, а ее уровень можно количественно оценить. В генетических коллекциях дрозофилы имеются специальные линии, позволяющие вычленять влияние на тот или иной сложный количественный признак генетической активности отдельных хромосом. Иными словами, данный объект позволяет устанавливать группу сцепления, в которой находятся гены, контролирующие поведенческие особенности.

Выявление характера наследования относительного уровня локомоторной активности представляет и самостоятельный интерес, так как этот признак связан с резистентностью к инсектицидам (Лучникова, 1964).

В то время как в опытах по генетике поведения, проводимых на грызунах, двигательная активность является наиболее часто изучаемым признаком, эта особенность поведения долгое время ускользала из поля зрения исследователей, экспериментирующих на дрозофиле. Лишь в недавнее время появились работы, посвященные выяснению генетической детерминации двигательной активности у данного организма (Ewing, 1967; Connolly, 1966; Лучникова, 1966). Коннолли в результате длительного отбора в течение 25 поколений получил четко различающиеся по двигательной активности линии. В процессе отбора был оценен коэффициент наследуемости по данному признаку. Ювингу (Ewing, 1963) не удалось селекционным путем выделить линии, которые бы стойко сохраняли различия при разных способах тестирования двигательной активности. Однако при возвратном скрещивании гибридов между селектированными, но не различавшимися по активности линиями в F_2 выявились четкие различия по данному признаку, в зависимости от того, на какую из двух родительских линий производилось скрещивание мух F_1 . Это позволило автору сделать вывод, что сходство исходных родительских линий чисто фенотипическое, а их равная активность определяется разными генами.

Нашими предыдущими исследованиями было установлено, что природные и лабораторные популяции дрозофилы генетически не однородны по уровню двигательной активности. Для получения линий, сохраняющих различия по данному признаку в течение 30 и более поколений, достаточно было кратковременной селекции в 3—4 поколениях. При испытании гибридных мух F_1 , F_2 , F_n от скрещивания выделенных нами линий было обнаружено, что гены, контролирующие линейные различия, локализованы в аутосомах (Лучников, 1964, 1966).

Целью данного исследования было — выявить роль отдельных пар аутосом в контроле линейных различий уровня двигательной активности, т. е. установить для генов, ответственных за линейные различия, группу сцепления.

Материал и методика. Для г-нзаты две инбредные линии популяции Кеj (К-6) на высокую, другая (К-1) на низкую тестер, Су/L, D/Sb, у которой аутосомы 2 маркерами, заперты для крассинговера ингсированные летали.

Методика тестирования двигательной активности описывалась нами ранее (Лучникова, 1966). Здесь следует лишь указать, что применялся массовый метод оценки активности. Испытанию подвергались только самки, которых группами по 10 штук помещали в пустые стеклянные стаканчики. Учитывалась доля мух, находящихся в движении в момент испытания. Показатель активности вычисляли на основании трех повторных подсчетов и выражали в процентах активных особей. Из каждой культуры на испытание бралось 50—100 самок.

Воспользоваться традиционными методами гибринологического анализа не представлялось возможным, с одной стороны, из-за своеобразия оценки двигательной активности, применяемой нами, а с другой стороны, в связи с особенностью самого признака, чрезвычайно изменчивого, на который может оказать влияние любой морфологический маркер. Методика, разработанная нами для выявления хромосомы, ответственной за липидные различия по поведению, заключалась в следующем. В результате системы скрещиваний трех исходных линий были созданы гомозиготные линии дикого фенотипа, сочетающие в своем кариотипе хромосомы из высокоактивной линии (K-6), низкоактивной (K-1), и линии тестера (T). Всего оказалось достаточным оценить две пары комплементарных кариотипов:

T/T, K-1/K-1, K-1/K-1, T/T*	T/T, K-1/K-1, K-6/K-6, T/T
T/T, K-6/K-6, K-6/K-6, T/T	T/T, K-6/K-6, K-1/K-1, T/T

Центральным моментом примененного метода гибринологического анализа было установление *направления* различий в уровне активности мух *комплементарных* комбинированных кариотипов. Хромосомой, ответственной за поведенческие различия в исходных линиях, считалась та, которая пришла в более активную синтетическую линию из высокоактивной родительской линии.

Гомозиготность комбинированных линий обеспечивала постоянство кариотипов в ряду поколений. Это повысило надежность оценки признака, дав возможность сопоставлять комплементарные линии в течение нескольких поколений, а также позволило отказаться от испытаний мух первого поколения (от момента создания заданных кариотипов), поведение которых могло не соответствовать их генотипу в результате цитоплазматических влияний их матерей, обладавших иным кариотипом.

С целью избежать влияния на основные выводы таких случайных событий, как редкий кроссинговер у промежуточных гибридов в хромосомах 2 и 3, гетерозиготных по инверсиям, или генетический дрейф по неизогенизированным хромосомам 1 и 4, мы приняли следующие меры: 1) независимо создавали несколько сублиний одного кариотипа, 2) во всех случаях, где это не имело принципиального значения, применяли массовые скрещивания. Некоторые детали гибринологического анализа будут приведены при изложении результатов.

Результаты. В результате системы скрещиваний (принятой при изогенизации хромосом 2 и 3 у дрозофилы) в потомстве гибридов между линией T и каждой из линий K были выделены генотипы, содержащие изогенные хромосомы 2 и 3 линии K-1 (или линии K-6). Половую хромосому эти генотипы получали от линии T благодаря тому, что при возвратном скрещивании на линию T от нее брались самки, т. е. гомогаметный пол; хромосома 4 в результате двух скрещиваний с линией T, с вероятностью $\frac{3}{4}$, также происходила из этой линии. Поскольку все

* Хромосомы расположены в порядке их номеров и обозначены теми же буквами, что и линии, из которых они происходят.

скрещивания, кроме одного, были массовыми, мало вероятно, чтобы фактическая частота микрохромосомы линии Т сильно отличалась от теоретически ожидаемой. Единственным индивидуальным скрещиванием было скрещивание с участием самцов F_1 . От каждого из них закладывалась отдельная сублиния, которой присваивался номер самца-родоначальника.

По предварительным данным, ряд сестринских сублиний, получивших хромосомы 2 и 3 от линии К-1, отличался от сублиний, наследующих эти хромосомы от линии К-6, в общем в том же направлении, что и исходные линии. Однако среди сублиний одного типа обнаружилась большая изменчивость. Причиной изменчивости уровня активности в сестринских сублиниях могли быть как паратипические, так и генотипические факторы. При этом генотипическая гетерогенность могла либо предсуществовать в селектированных линиях, либо она возникла в процессе гибридизации. Чтобы сократить число возможных источников генотипической изменчивости, из серии сублиний К-6 и К-1 были выбраны две сублинии, которые повторно подвергались процедуре изогенизации. В результате были созданы сублинии, не только изогенные по аутосомам 2 и 3, но к тому же и идентичные между собой по этим же хромосомам. Хромосома 4 в этих новых сублиниях была на 94% замещена хромосомой из линии Т. Всего было получено 14 таких «близнецовых» сублиний с крупными аутосомами К-1 и 13 — с крупными аутосомами К-6. Сублинии серии К-1 испытывались семь раз, а сублинии К-6 — шесть раз.

Поскольку по каждой сублинии, как уже отмечалось в разделе «Методика», испытывалось 50—100 мух, а одновременно тестировать более 600—700 особей трудно, невозможно было оценить все 28 культур (включая и две контрольные) за одно испытание. В связи с этим сублинии тестировались группами по 6—10 штук. Испытания сублиний разных серий либо чередовались, либо проводились одновременно. Большинство сублиний испытывалось 3—4 раза.

В табл. 1 и 2 представлены невзвешенные средние показатели активности для сублиний серий К-6 и К-1, при этом в табл. 1 приведены показатели по отдельным сублиниям в среднем за одно испытание, а в табл. 2 — показатели по отдельным испытаниям в среднем для серии сублиний. При рассмотрении данных двух таблиц прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что средние показатели и по отдельным сублиниям и по отдельным испытаниям в серии К-1 не перекрываются соответствующими показателями серии К-6, а направление различий совпадает с таковым в исходных линиях. Средние за все испытания показатели активности в серии К-1 и К-6 равны 2,8 и 32,1% (см. табл. 1), т. е. различаются на порядок величин. Аналогичные показатели тестирувавшихся одновременно контрольных линий, прошедших первую изогенизацию и послуживших источником для близнецовых сублиний, равны 3,5 и 42,3% и близки к показателям средних опытных сублиний двух серий. Результаты первого этапа исследований позволяют сделать следующее заключение. Замена хромосом 1 и 4 в линиях К-1 и К-6 на гомологичные хромосомы линии посредника (Т) существенно не изменила характера различий в двигательной активности этих линий; следовательно, основные гены, ответственные за линейные различия в поведении, локализованы в хромосомах 2 и 3. Гомозиготизация этих хромосом также существенно не сказалась на степени линейных различий, что свидетельствует в пользу гомозиготности по основным генам, определяющим различия в активности селектированных линий.

Более детальное рассмотрение показателя активности отдельных близнецовых сублиний внутри серии обнаруживает значительную из-

менчивость этого показателя. Например, крайние сублинии серии К-1 6-3 и 6-8 имеют соответственно показатель активности, равный 9,9 и 53,7%. Различия между сублиниями одной серии, прошедшими повторную изогенизацию по хромосомам 2 и 3, могли объясняться либо наследственными факторами, либо генетической изменчивостью, возникшей в процессе скрещиваний из линии тестера.

Таблица 1

Активность (в %) сублиний К-1 и К-6 после замещения хромосом 1 и 4 на гомологичные из линии Т
(средний невзвешенный показатель из 2—4 испытаний)

х, %	№ сублиний К-1	Колич. испытаний	х, %	№ сублиний К-6	Колич. испытаний
0,8	1-8*	2	9,9	6-3*	4
1,1	1-13	3	11,7	6-7	4
1,2	1-9	4	14,1	6-5	4
1,3	1-5	3	14,1	6-6	2
2,1	1-4	4	31,5	6-2	2
2,2	1-1	4	35,4	6-9	3
2,3	1-10	2	39,2	6-1	2
2,4	1-2	4	41,8	6-11	4
2,5	1-3	3	43,5	6-12	3
3,1	1-7	4	44,7	6-10	3
3,3	1-6	4	44,9	6-4	5
4,2	1-12	4	53,7	6-8	3
5,9	1-14	3	—	—	—
6,8	1-11	2	—	—	—
2,8 средняя			32,1 средняя		

* Сублинии расположены в порядке их активности.

Таблица 2

Активность (в %) двух серий сублиний К-1 и К-6 после замещения хромосом 1 и 4 на гомологичные из линии Т
(средний невзвешенный показатель из 12—14 линий за одно испытание)

Серия К-1			Серия К-6		
х, %	№ испытания	колич. сублиний	х, %	№ испытания	колич. сублиний
1,2	5	7	24,1	4	6
1,7	7	4*	24,7	8	6
2,2	6	4	26,5	9	8
2,4	2	8	35,7	3	8
2,6	4	8	38,8	2	8
3,2	1	6	42,5	1	4
4,7	3	9	—	—	—

* В опытах, где использовалось меньшее число сублиний, по каждой из них бралось большее число мух.

В специальных опытах, которые будут опубликованы отдельно, обнаружены достоверные различия в активности мух из различных культур одной и той же гибридной линии. Зависимость поведения особей от уникальных условий микропопуляции, в которой они выросли, выявляется также и в том, что уровень активности зависит от того, формировалась ли группа для оценки признака из одной культуры или из смеси мух разных микропопуляций. В свете этих данных нам пред-

ставляется, что различия в сублиниях одного кариотипа, поддерживавшихся в виде небольшого числа культур, в значительной мере обусловлены неповторимостью комплекса микроусловий этих культур, т. е. являются не генетическими. В связи с этим мы сочли возможным в дальнейших экспериментах сократить число сублиний одного кариотипа, а при статистической обработке данных считать за единицу варьирования не особь, а микропопуляцию.

Следует указать, что в отдельных испытаниях встречались случаи трансгрессии показателей сублиний К-1 и К-6. Особенно иллюстративным в этом отношении является испытание № 3 (см. табл. 2), во время которого сублинии К-6 обнаружили среднюю активность, тогда как сублинии К-1 показали самый высокий в этой серии испытаний уровень активности. Результаты этого испытания приведены в табл. 3. Имея в

Таблица 3

Показатель активности (в %) сублиний К-1 и К-6 в испытании № 3
(хромосомы 1 и 4 замещены на гомологичные из линии Т)

х	№ сублинии К-1	х	№ сублинии К-6
0,7	1-9	3,3	6-7
2,0	1-3	10,0	6-6
2,0	1-4	16,0	6-3
3,3	1-1	20,0	6-5
4,0	1-2	56,0	6-11
4,7	1-7	56,7	6-4
7,3	1-6	60,0	6-13
7,3	1-12	63,3	6-14
10,7	1-14	—	—
$\bar{x} = 4,7$		$\bar{x} = 35,7$	

виду эти данные, мы в дальнейших экспериментах не придавали особого значения результатам единичных испытаний. Каждая выборка мук испытывалась, как правило, три раза, обычно в разные дни. В таблицах приводятся средние показатели активности для каждой выборки особей. Эти средние показатели и подвергались окончательной статистической обработке.

Установив тот факт, что гены, контролирующие линейные различия, локализованы в крупных аутосомах, можно было перейти к определению, какая группа сцепления, вторая или третья, в большей степени ответственна за различия в поведении селектированных линий. С этой целью были синтезированы сублинии двух комплементарных комбинированных кариотипов. В кариотипе одной группы сублиний хромосома 2 линии К-1 сочеталась с хромосомой 3 из линии К-6; в кариотипе другой группы, наоборот, хромосома 2 линии К-6 объединялась с хромосомой 3 линии К-1. Комбинированные кариотипы К-1/К-1, К-6/К-6* и К-6/К-6, К-1/К-1 были получены в результате скрещиваний промежуточных комбинированных линий, сочетающих отдельные пары аутосом линий К-1 и К-6 с аутосомами линии Т. Из тех же самых промежуточных сублиний в параллельных скрещиваниях ресинтезировали первоначальное сочетание аутосом К-1/К-1, К-1/К-1 и К-6/К-6, К-6/К-6. Ресинтез исходных линий проводили с целью проверки надежности выбранного метода гибридологического анализа для изучения генетиче-

* Приведены только хромосомы 2 и 3, они расположены в порядке своих номеров.

ской детерминации столь изменчивого признака поведения, как двигательная активность.

Ресинтезированы были 3 близнецовые сублинии К-1 и 4 сублинии К-6 (табл. 4). С участием аутосом этих сублиний было получено соответственно 12 комбинированных сублиний. Четыре из них отсеялись из-за плохой фертильности до начала испытаний.

Ресинтезированные сублинии К-1 и К-6 тестировались строго одновременно. Всего с ними было проведено пять опытов (см. табл. 4). В первом, втором и пятом опытах испытывались мухи соответственно первого, второго и пятого поколений после создания линий. В третьем и четвертом опытах оценивались особи третьего поколения, происходящие от одних и тех же родителей, но выращенные в разное время и в

Таблица 4

Активность (в %) ресинтезированных сублиний К-1 и К-6
(хромосомы 1 и 4 замещены на гомологичные из линии Т)

Линия	№ сублинии	Опыт					Средняя активность в сублинии	\bar{x}
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й		
Ресинтезированные	1-7	—	6,7	5,8	2,5	3,2	5,0	4,5
	1-8	1,8	5,7	3,0	3,5	—	3,5	
	1-14	—	3,5	7,4	8,8	1,6	6,6	
	\bar{x}	—	5,3	5,4	4,9	2,4		
	6-5	25,6	56,7	51,8	15,4	36,2	37,4	32,0
	6-7	18,7	32,8	31,6	4,8	—	22,0	
	6-8	30,8	10,6	59,6	14,0	—	28,8	
	6-12	39,5	50,7	52,8	13,2	—	39,0	
	\bar{x}	28,6	37,7	50,0	11,8			
Контрольные	К-1	0,0	3,4	—	—	3,8	2,4	
	К-6	15,4	43,4	58,0	37,6	49,4	40,8	
	К6-8*	15,3	53,5	55,1	22,8	38,3	37,0	

* Линия—родоначальница всех опытных сублиний К-6, полученная в результате первой изогенезации хромосом 2 и 3.

разных культурах. В табл. 4 приведены средние за 2—3 испытания показатели активности. Детальное рассмотрение этих данных иллюстрирует большую изменчивость уровня активности, во-первых, между близнецовыми сублиниями в одном опыте, во-вторых, у одних и тех же сублиний от опыта к опыту. Например, в опыте 2 сублиния 6—8 показала активность, равную 10,6%, в то время как сублиния 6—5, разводимая и тестируемая одновременно с первой, обнаружила активность, равную 56,7% (причем эти различия повторялись в трех испытаниях этого опыта: 60,0, 58,7 и 51,4% у второй линии и 5,3, 7,3 и 19,2% у первой). С другой стороны, сублиния 6—8 в следующем опыте сама повысила активность до 59,6%. В некоторых опытах наблюдалось синхронное изменение активности всех испытанных сублиний; так, в четвертом опыте все четыре ресинтезированные сублинии К-6 снизили активность по сравнению с предыдущим опытом: их средняя активность упала с 50,0 до 11,8% (см. табл. 4). Такие резкие одновременные изменения активности мы объясняем изменением неконтролируемых факторов внешней среды. Напомним, что температура, освещенность и влажность в наших опытах контролировались. Опыты с ресинтезированными сублиниями

еще раз подтвердили, что о характере наследования двигательной активности нельзя судить по отдельным опытам и по единичным сублиниям.

Несмотря на большую изменчивость абсолютного уровня активности у сублиний одного кариотипа, различия между сублиниями разных кариотипов достоверны ($P < 0.01$). При этом более высокая активность вновь оказалась в сублиниях, получивших крупные аутосомы от высокоактивной линии К-6. Обращает на себя внимание тот факт, что средние показатели для двух серий сублиний — 4,5 и 32,0% (см. табл. 4) почти совпали с аналогичными показателями для сублиний тех же самых кариотипов, но полученных ранее, в процессе повторной изогенизации, 2,8 и 32,1% (см. табл. 1).

Таблица

Двигательная (в %) активность в комбинированных сублиниях, наследующих группы сцепления 2 и 3 от линий с разной активностью, а группы сцепления 1 и 4 — от линии-посредника

Линия	Генотип	№ сублиний	Сцепы			Достоверность различий по Уайту	\bar{x}
			1-5*	2-6	3-2		
Комбинированные	T/T, K-6/K-6, K-1/K-1, T/T	5-7** 5-14	2,6 3,8	2,1 1,2	12,4 3,4	$P < 0.01$ $T_x = 22$ $n_x = 6, n_y = 7$ $T_{ссл} = 34$ $T_x < T_{0.01}$	4,6
	T/T, K-1/K-1, K-6/K-6, T/T	7-5 14-5 7-12	20,6 8,8 23,3	51,7 — 46,2	38,5 24,5 —		35,1
	K-1/K-1, K-1/K-1, K-1/K-1, K-1/K-1	K-1	0,4	—	3,8		2,2
	T/T, K-1/K-1, K-1/K-1, T/T	7	—	—	2,4		
Контрольные	K-6/K-6, K-6/K-6, K-6/K-6, K-6/K-6	K-6	9,2	45,4	49,4		35,0
	T/T, K-6/K-6, K-6/K-6, T/T	8***	13,9	53,6	38,3		

* В опыте суммированы результаты испытаний двух выборок; ** комбинированные линии обозначались номерами линий, из которых взяты крупные аутосомы; на первом месте — номер линии, давшей хромоссу 2, на втором — хромоссу 3; *** Линия, полученная в результате первой изогенизации и являющаяся родоначальницей всех опытных сублиний К-6.

Таким образом, данные по ресинтезированным сублиниям подтверждают вывод о локализации генов, контролирующих линейные различия, в крупных аутосомах. Кроме того, результаты обоих экспериментов показывают, что если в процессе скрещиваний и вносится в конструируемые кариотипы какая-то дополнительная генетическая изменчивость, затрагивающая изучаемый поведенческий признак, она не настолько велика, чтобы замаскировать исходные различия в поведении селектированных линий. Следовательно, применяемый метод гибридологического анализа обладает разрешающей способностью для выявления роли отдельных групп сцепления в детерминации поведенческих различий.

В табл. 5 представлены результаты трех опытов, в которых сравнивалась двигательная активность пяти комбинированных линий, относящихся к двум комплементарным кариотипам. Для кариотипа,

сочетающего хромосому 2 малоактивной линии с хромосомой 3 высокоактивной линии, приведены данные по трем сублиниям, для комплементарного кариотипа — по двум. В первом, втором и третьем опытах использовались мухи соответственно первого, второго и пятого поколений после создания линий заданных кариотипов. В первом опыте испытывались особи, полученные от двух последовательных яйцекладок. Результаты испытания двух выборок в данном случае объединены для того, чтобы сохранявшаяся в этот период необычайно сниженная активность в контрольных и опытных линиях меньше сказалась на средних показателях.

Обработка данных табл. 5 непараметрическим методом Уайта выявляет достоверность ($P < 0,01$) различий в активности мух, обладающих разными кариотипами. При этом размах различий средних показателей двух кариотипов — 4,6 и 35,1% — близок к таковому для контрольных линий — 2,2 и 35,0% — в данной серии опытов и для синтезированных сублиний предыдущей серии — 4,5 и 32,0% (см. табл. 4). Более высокая активность обнаружилась в линиях, кариотип которых получил от высокоактивной линии хромосому 3. Отсюда следует, что основные гены, ответственные за различия линий в двигательной активности, локализованы в хромосоме 3. Этому выводу не противоречат результаты первого опыта, в котором помимо пяти уже рассмотренных опытных сублиний испытывались еще три, впоследствии утерянные и не вошедшие в табл. 5. В первом опыте испытывались по две выборки мух из 8 сублиний и были получены 16 оценок двигательной активности. При этом для кариотипа с хромосомой 3 из низкоактивной линии было получено шесть оценок: 1,6; 1,6; 3,6; 4,3; 4,3; 5,4%, а для комплементарного кариотипа — десять: 5,6; 6,6; 7,8; 8,6; 9,0; 10,0; 12,8; 17,5; 23,7; 36,6%. По критерию Уайта различие этих рядов достоверно: $P < 0,01$, $T_x = 21$, $n_x = 6$, $n_y = 10$, $T_{0,01} = 27$, $T_x < T_{0,01}$. Таким образом, методом конструирования пар комплементарных комбинированных кариотипов удалось выявить группу сцепления, в которой локализован ген (или гены), ответственный за различия по столь фенотипически лабильному признаку поведения, как уровень двигательной активности.

Несмотря на сложность признака, двигательная активность, на которую справедливо указывал Ювинг (Ewing, 1967), генетическая обусловленность линейных различий в наших опытах оказалась довольно простой. Это особенно любопытно в связи с тем, что эти линии отражают естественную гетерогенность природных популяций, так как они получены от отдельных самок, выловленных из природной популяции, и подвергались лишь кратковременной селекции, которая потребовалась скорее для более надежной характеристики линий, чем для значительной перестройки их генотипа. Результаты данного исследования указывают на то, что природная изменчивость по признакам поведения может обуславливаться небольшим числом генов или даже быть моногенной.

Физиологическая природа различий между данными линиями, видимо, также относительно проста. Она может заключаться, например, в повышенной возбудимости центральной нервной системы (в частности, локомоторного центра) у высокоактивной линии. В пользу такого предположения говорит факт большей чувствительности этой линии к ДДТ.

Выводы

1. Для генетического анализа фенотипически нестабильных признаков поведения предлагается метод создания комплементарных пар комбинированных кариотипов и их многократного сравнения в ряду поколений.

2. Этим методом установлено, что различия по уровню двигательной активности в линиях, выделенных из природной популяции, детерминированы хромосомой 3.

Summary

For the genetic analysis of phenotypically unstable behavioural characteristics the method is suggested according to which complementary pairs of homozygous combined karyotypes are constructed and they are multiply compared in a number of generations. Using this method it is estimated that the difference in the level of locomotor activity between different stocks of *Drosophila* obtained from natural population is determined by genes (or a gene) of the third chromosome.

ЛИТЕРАТУРА

- Лучникова Е. М. 1964. Исслед. по генетике, 2. Изд. ЛГУ: 37—45.
Лучникова Е. М. 1966. Генетика, 5: 36—46.
Урбах В. Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд. АН СССР.
Connolly K. I. 1966. Animal behavior, 14: 444—449.
Ewing A. W. 1963. Animal behavior, 11, 1—2: 369—378.
Ewing A. W. 1967. Experientia, 23, 5: 330—332.
-